(Aus dem Institut für Zoologie der Universität Graz)

Anatomische Untersuchungen an Genitalorganen und Drüsen der Nicoletiellidae (Acari, Trombidiformes)[1]

Von HUBERT E. VISTORIN

Mit 25 Abbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 22. Jänner 1981 durch das w. M. W KÜHNELT)

1. Einleitung

Die meisten Untersuchungen über die Milbenfamilie Nicoletiellidae beschränkten sich bisher auf die Taxonomie und äußere Morphologie. Erste Ansätze, die Anatomie zu erforschen, gehen auf R. CANESTRINI (1882) zurück. Er betrachtete den distalen Genitaltrakt eines Männchens von *Nicoletiella cornuta* durch die Genitalöffnung. Auch VITZTHUM (1943) beschreibt den männlichen Genitaltrakt, stützt sich aber nicht auf eigene Untersuchungen, sondern auf die Angaben CANESTRINIs. Auch über den Verlauf des Podocephalischen Kanals liegen Hinweise vor (VAN DER HAMMEN, 1968; GRANDJEAN, 1942a), allerdings wurde dieser Ausführgang der „Munddrüsen" nicht histologisch untersucht, sondern es wurde lediglich festgestellt, ob der Kanal in der Cuticula oder im Inneren der Milbe verläuft. ALBERTI & STORCH (1977) beschreiben die Struktur einer Drüse von *N. luteum* in einer vergleichenden Untersuchung der Coxaldrüsen actinotricher Milben.

In der nun vorliegenden Arbeit, der sechsten in einer Reihe über die Nicoletiellidae (VISTORIN, 1978a, b, 1979a, b, 1981), sollen die männlichen und weiblichen Genitalorgane von *N. cornuta* und *N. denticulata* und das gesamte Drüsensystem beschrieben werden.

Die Arbeiten hiezu wurden in den Jahren 1974 bis 1976 am Institut für Zoologie der Universität Graz durchgeführt.

Herrn Prof. Dr. R. SCHUSTER (Graz) danke ich recht herzlich für die Anregung zur Bearbeitung dieses Themas sowie für die vielfältige Unterstützung.

[1] Meinem Lehrer, Univ.-Prof. Dr. REINHART SCHUSTER, zum 50. Geburtstag gewidmet.

2. Material und Methoden

Die untersuchten Tiere der Arten *Nicoletiella (Cornutella) cornuta* (CAN. & FANZ., 1877) und *Nicoletiella (Cornutella) denticulata* (SCHRANK, 1776) stammen von verschiedenen Fundorten der Steiermark, Kärntens und Sloweniens; sie wurden aus Gesiebeproben über Berlese-Tullgren-Apparate gewonnen. Zur histologischen, lichtmikroskopischen Untersuchung wurden die Tiere in 70prozentigem Alkohol, Carnoy, Bouin, Dubosq-Brasil, Flemming und Zenker fixiert. Die Einbettung erfolgte über drei Stufen Butanol in Paraplast. Die 5–7 µm dicken Schnitte wurden in Haematoxylin-Eosin (ADAM & CZIHAK, 1964), Azan (BURCK, 1969), Mayer's Haemalaun-Chromotrop 2 R (ROMEIS, 1968) und Tripas nach Hotchkiss und McManus (BURCK, 1969) gefärbt.

An Hand von Milchsäurepräparaten wurden außerdem die Integumentstrukturen im Bereich des Podocephalischen Kanals von folgenden Arten untersucht: *Nicoletiella (Nicoletiella) luteum* (KRAMER, 1879), *Nicoletiella (Nicoletiella) jaquemarti* (COINEAU, 1964) und *Eunicolina tuberculata* (BERLESE, 1911). Die Bestimmung der fünf Arten erfolgte nach Arbeiten von BERLESE (1911), ŠTORKÁN (1939), GRANDJEAN (1942 a, b) und COINEAU (1964 a, b).

Abkürzungen in den Abbildungen

Ak	Analklappe
Bn	Beinnerv
Cl	Camera lamellosa
Co	Colon
cpc	Podocephalischer Kanal
Csp	Cuticularspangensystem
Cxd	Coxaldrüse
D	Ductus ejaculatorius
dO	distaler Ovidukt
DSD	Dorsolaterale Speicheldrüse
dT	distaler Tubulus
Dz	Drüsenzellen
Ei	Eizelle
En	Endosternit
G	„Gehirn“
Ge	Genitalnapf
Hb	Hodenbrücke
Hr	Hodenreservoir
ISD	Infracapituläre Speicheldrüse
K	Ausführkanal

Ka	Ausführkanal der unpaaren akzessorischen Drüse
Kp	Ausführkanal der paarigen akzessorischen Drüse
Kz	Keimzellen
Lo	Lobuli
LSD	Laterale Speicheldrüse
Lz	Laterale Zellen
MSD	Mediane Speicheldrüse
N	Kern
Ns	Nährstrang
O	Ovar
Ov	Ovidukt
paD	paarige akzessorische Drüse
Pc	Postcolon
PK	Progenitale Kammer
pO	proximaler Ovidukt
pT	proximaler Tubulus
pVd	paariges Vas deferens
Re	Reuse
Res	Sekretreservoir
Rs	Receptaculum seminis
S	Sacculus
Sh	Seitenhöcker
Sp	Spermien
Sph	Sphinkter
Tr	Trachee
TSD	Tubuläre Speicheldrüse
uaD	unpaare akzessorische Drüse
uVd	unpaares Vas deferens
V	Vagina

3. Genitaltrakt

Die im folgenden beschriebenen Resultate gelten für beide *Nicoletiella*-Arten; auf artspezifische Unterschiede wird jeweils gesondert hingewiesen.

3.1. Männlicher Genitaltrakt

Der männliche Genitaltrakt besteht aus Hoden, paarigen Vasa deferentia, unpaarem Vas deferens, Ductus ejaculatorius mit einer unpaaren und einer paarigen akzessorischen Drüse sowie Progenitaler Kammer.

3.1.1. Testes

Die Hoden sind sehr mächtig ausgebildet. Sie beginnen in Höhe des dritten Epimers, wo sie dem Endosternit und dem posterioren Teil des Gehirns aufliegen, und reichen bis zum Rectum. Sie bilden ein wulstförmiges U, dessen Schenkel rostrad weisen und das im ventralen Bereich seiner Krümmung den ausleitenden Genitaltrakt einschließt. Der dorsale Teil der Krümmung kann als „Hodenbrücke" (MICHAEL, 1896) bezeichnet werden (Abb. 1, 4). In den Hodenschenkeln erkennt man den ventral gelegenen Keimzellenabschnitt. Die dorsale und laterale Wandung nimmt ein einschichtiges Drüsenepithel ein. Im Inneren befindet sich ein Hohlraum, der Sekret und Spermien enthält.

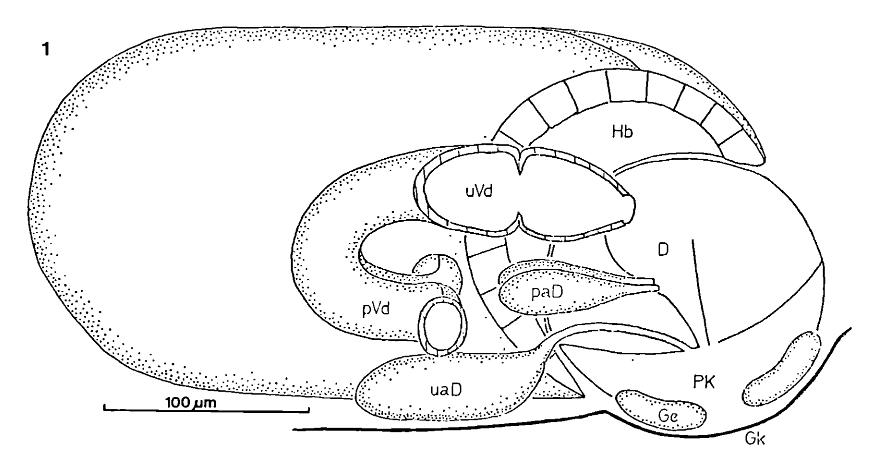


Abb. 1: Ansicht des männlichen Genitaltraktes von lateral (linker Hodenschenkel nicht gezeichnet, distaler Teil des unpaaren Vas deferens, Ductus ejaculatorius und Progenitale Kammer angeschnitten).

3.1.1.1. Keimzellenabschnitt

Der Keimzellenabschnitt läßt drei deutlich abgeteilte Bereiche erkennen, die den „Lobuli" (WARREN, 1947) entsprechen, welche nach WITTE (1975a) Abschnitte gleicher Entwicklungsphasen darstellen (Abb. 2). Die Lobuli, die von keiner Membran umhüllt sind, werden – je nach Entwicklungszustand – zunehmend acidophil. Im ersten Abschnitt sind die Kerne noch von einer dünnen Plasmaschicht umgeben, die im zweiten nicht mehr sichtbar ist. Die dritte Schicht geht diffus in das große Reservoir über, wo die Spermien in der Sekretmasse netzartig angeordnet erscheinen.

3.1.1.2. Drüsiger Hodenteil

Das Epithel, das an den Keimzellenabschnitt anschließt und den Hauptteil der Hodenwandung einnimmt, wird von Drüsenzellen gebildet (Abb. 2, 8). Die Zellen sind in Querschnitten ca. 36 μm lang und 11 μm hoch, in Längsschnitten 19 μm breit. Der große, ellipsoide Kern (11 × 6,5 μm) deutet auf eine große Syntheseleistung hin. Im Kern sind außer dem Nucleolus (4 μm) zwei bis drei helle Körper zu sehen, deren Natur aufzuklären späteren elektronenmikroskopischen Untersuchungen vorbehalten bleiben muß. Im Hodenlumen kann man drei Hodensekrete unterscheiden:

H1: ein homogen wirkendes, schwach anfärbbares Sekret,
H2: ein sich stark anfärbendes, kugeliges Sekret,
H3: ein ringförmig erscheinendes Sekret, das neben Sekret H1 den Hauptteil des Hodenlumens ausfüllt. Bei Azanfärbung wird ein violetter Kreis von einer farblosen und einer dunkelblauen Zone umgeben.

In welcher Weise die einzelnen Sekrete am Aufbau der Spermatophore beteiligt sind, wurde nicht untersucht.

3.1.2. Vasa deferentia

Am Beginn des hinteren Hodendrittels treten innen die paarigen Vasa deferentia aus. Sie ziehen ein kurzes Stück medioventrad und laufen dann parallel nach vorne. Die Austrittsstellen der Vasa deferentia werden von kräftigen Sphinktern umschlossen, denen innen eine Bindegewebsschicht aufgelagert ist (Abb. 4). Die Vasa deferentia sind in ihrem gesamten Verlauf mit Hodensekret 1 gefüllt. Besonders im Anfangs- und Endbereich findet man Spermien in der Sekretmasse. Die paarigen Samenleiter werden von Bindegewebe umhüllt, an dem dorsal zahlreiche kleine Muskeln inserieren. Das Epithel der Vasa deferentia im paarigen und unpaaren Teil besteht aus Drüsenzellen, die zahlreiche „Zotten" radiär ins Lumen entsenden (Abb. 3). Diese Zotten sind im paarigen Abschnitt deutlich länger als im unpaaren. Die Kerne der Zellen liegen peripher. Dort, wo sich die Vasa deferentia vereinigen, kommt es zu einer Richtungsumkehr des Verlaufs. Der unpaare Samenleiter zieht etwas weiter dorsal zwischen den paarigen Kanälen wieder nach hinten. Nach der Vereinigung kommt es zu keiner wesentlichen Querschnittsvergrößerung des nunmehr unpaaren Vas deferens (Abb. 3). Das unpaare Vas deferens hat zunächst einen dreieckigen Querschnitt, wird aber bald kreisrund. Es ist von einer 3 μm dicken Muscularis umgeben. Alle drei Kanäle sowie eine noch später zu erwähnende Drüse sind von einer gemeinsamen Bindegewebshülle umgeben. Zwischen Vas deferens und Ductus ejaculatorius kommt es zu einer blasigen Erweiterung, die

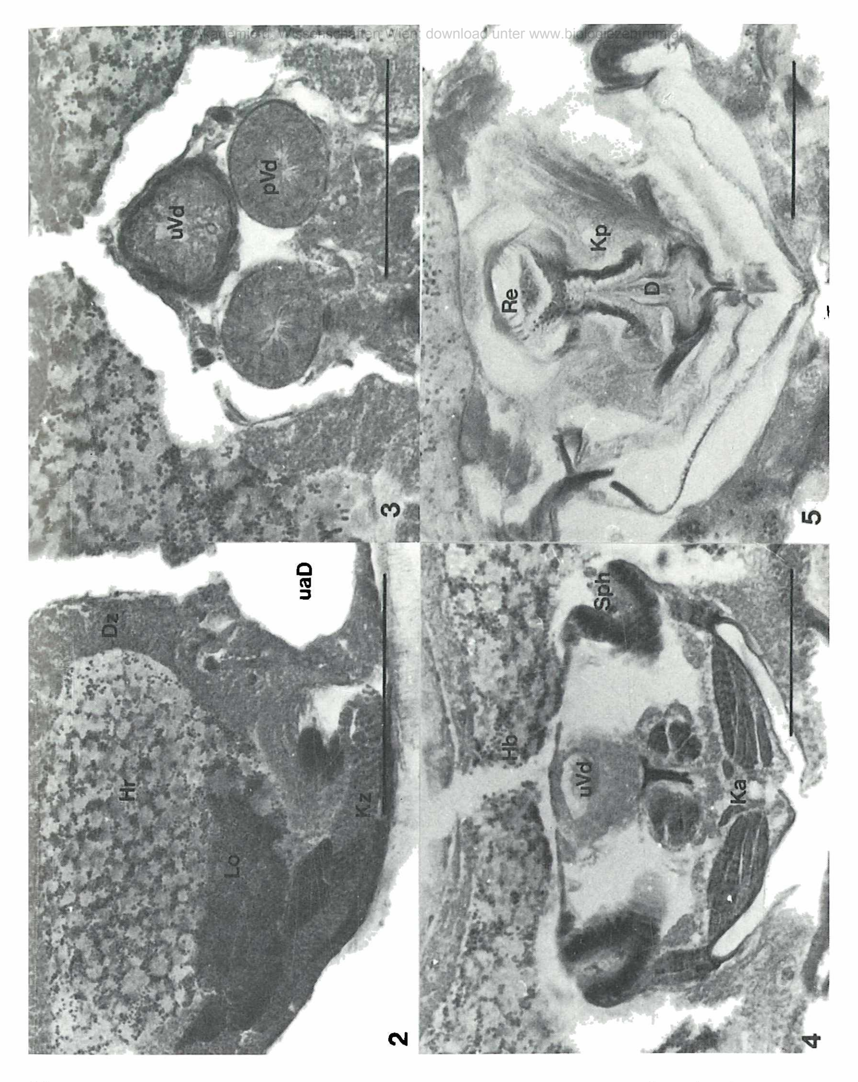
ungefähr in der Mitte durch eine „Ringblende" in zwei Kammern unterteilt ist (Abb. 8). Dieser letzte Abschnitt des Samenleiters besitzt kein drüsiges Epithel mehr. Die posteriore Kammer geht mit einer leichten Verjüngung in den Ductus ejaculatorius über.

3.1.3. Ductus ejaculatorius und akzessorische Drüsen

Der Ductus ejaculatorius ist ein komplexes Gebilde, das durch ein cuticulares Spangensystem gestützt wird, an dem wiederum zahlreiche stark ausgebildete, quergestreifte Muskeln ansetzen.

Am Beginn des Ductus ejaculatorius ist dorsal eine Art Reuse ausgebildet, die eine grobe Trennung von Spermien und Sekret bewirkt (Abb. 5, 10). Die Spermien werden in den hinteren Teil des Genitalapparates gelenkt, das Sekret in den vorderen, wo nie Spermien festgestellt wurden. An die Reuse schließt sich ventral ein durch Lamellen unterteilter Abschnitt an, die Camera lamellosa. Sie ist einfach gebaut und wird durch dorsoventral ziehende Septen in fünf größere Bereiche geteilt, wobei drei hinten und zwei vorne liegen. In den zwei anterioren Bereichen befinden sich Strukturen, die den Prägehärchen der lateralen Zungen der Camera lamellosa bei *Abrolophus rubipes* (WITTE, 1975a, S. 165, Abb. 16, PLZ) ähnlich sehen. Außerdem münden hier die Ausführgänge von einem Paar akzessorischer Drüsen ein. Das Spermatophorensekret wird durch zwei Kanäle, die von Klappenmechanismen verschlossen werden können, dem distalen Teil des Ductus ejaculatorius zugeführt. Die posterioren Bereiche, die die Spermien enthalten, zeigen keine haarähnlichen Gebilde. Unten vereinigen sich die hinteren Kammern zu einem flachen, trichterförmigen Raum (Abb. 7), dessen vertikal verlaufende Verlängerung durch leicht sklerotisierte Membranen gebildet wird. Im Ruhezustand stoßen sie aneinander und verschließen so den darüberliegenden Raum (Abb. 9). Lateral inserierende Muskeln können ein Auseinanderweichen der Membranen bewirken und ermöglichen so den Durchtritt der Spermien. Mit Hilfe dieses „Ventils" erfolgt offensichtlich eine Portionierung der Spermamasse.

Im distalen Ductus ejaculatorius (in der Literatur gelegentlich auch als Penis bezeichnet) vereinigen sich der anteriore und der posteriore Bereich der Camera lamellosa. Alerdings bleibt eine unvollständige Trennung erhalten durch eine in der Mitte hochziehende Zunge, die am distalen Ende nach hinten gebogen ist. Sie verhindert die vorzeitige Vermischung der Spermatophorenbestandteile. Der „Penis" ist nicht vorstreckbar, was auf Grund der Morphologie des Spangensystems auch gar nicht denkbar ist. Er fungiert nur als Prägestempel. Dieser Prägecharakter wird durch Vergleich der untersuchten Arten deutlich, da eine Korrelation zwischen der Form der Spitze des Spermatophorenstiels



bb. 2: N. cornuta: Querschnitt durch den vorderen Bereich eines Hodenschenkels und der npaaren akzessorischen Drüse (der Maßstab auf dieser sowie den folgenden Abbildungen mit Ausnahme der Nummern 12, 17 und 18 entspricht jeweils 50 µm).

Abb. 3: N. cornuta: Querschnitt im Bereich der Vasa deferentia.

bb. 4: N. cornuta: Querschnitt im Bereich der Sphinkter und des distalen Vas deferens.

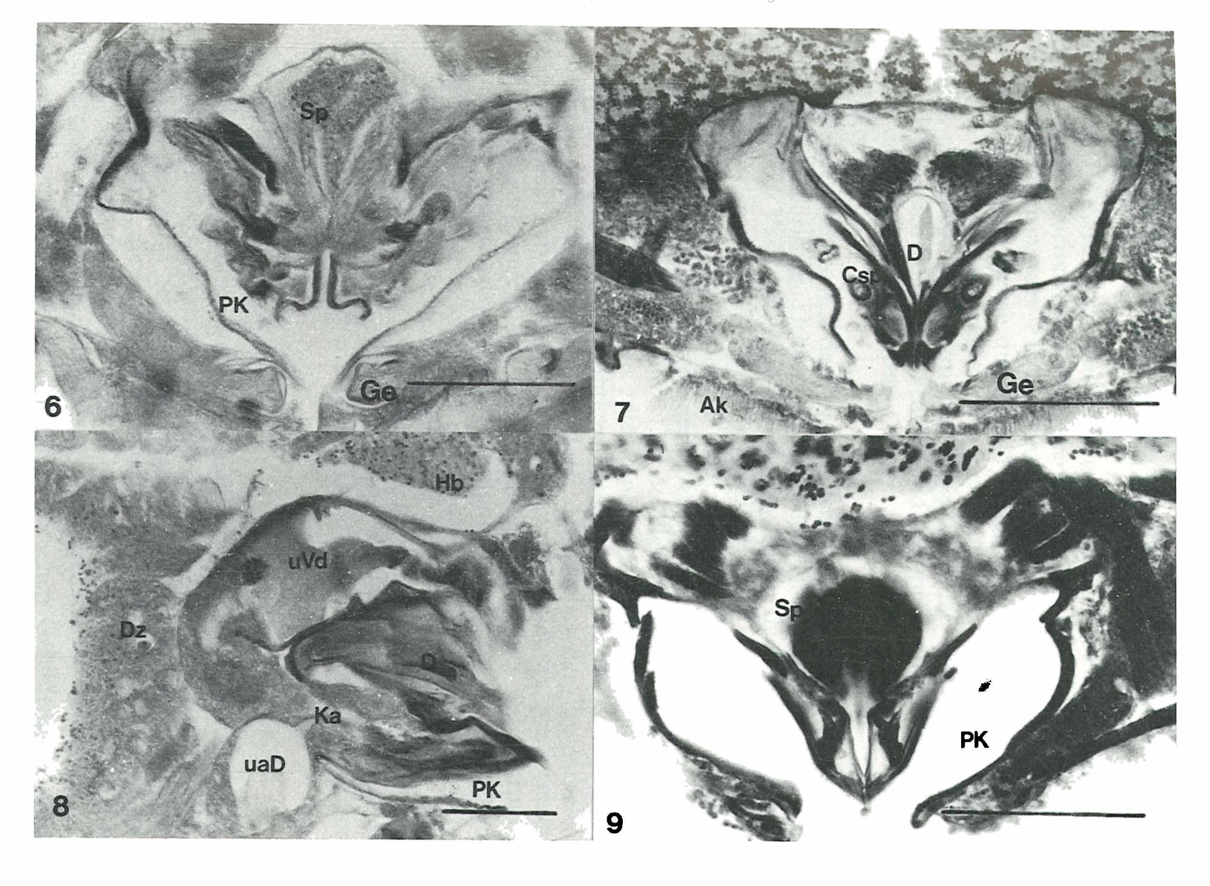
bb. 5: N. denticulata: Querschnitt durch den vorderen Bereich des Ductus ejaculatorius.

Abb. 6: N. denticulata: Querschnitt im Bereich des distalen Ductus ejaculatorius.

Abb. 7: N. cornuta: Querschnitt im Bereich des distalen Ductus ejaculatorius.

Abb. 8: N. denticulata: Medianer Längsschnitt durch den distalen männlichen Genitaltrakt.

Abb. 9: N. denticulata: Querschnitt durch den distalen männlichen Genitaltrakt (während der Ausziehphase des Spermatophorenstiels fixiert).


Sp
PK
Ge
6
D
Csp
Ge
7
Ak
Hb
uVd
Dz
D
Ka
uaD
PK
8
Sp
PK
9

(VISTORIN, 1978b) und der Ausbildung des ,,Penis" besteht. Die oben erwähnten akzessorischen Drüsen (paarig) befinden sich dicht unter der blasigen Erweiterung des Vas deferens und liegen im Bereich der nach hinten verlängerten Achse der rostrad laufenden paarigen Samenleiter (Abb. 5, 10). Lateral werden sie zuerst von dorsolateral ziehenden Muskeln, später von einer Cuticularspange begrenzt. Die Drüsenzellen sind ca. 7 µm hoch, klare Zellgrenzen sind aber nicht zu erkennen. Die Lumina der Drüsen (Ø 5 µm) waren nach allen durchgeführten Fixierungen leer.

In der Mediane, rostral der Progenitalen Kammer, liegt eine unpaare tubuläre akzessorische Drüse (Abb. 2, 8, 11). Sie reicht von der Vereinigung der Vasa deferentia bis etwa zur Hälfte der Hodenschenkel. Bei *N. denticulata* ist diese Drüse wesentlich größer als bei *N. cornuta*. Das Epithel ist im ventralen Bereich mehrschichtig, die seitlichen Wände bestehen jedoch immer nur aus einer einzigen Zellreihe (Zellen 6–7 µm, Kern 2,5 µm, Nucleolus 0,5 µm). Das Zellplasma erscheint grobgranulär, außerdem kann man ein bis zwei dunkle Einschlüsse erkennen. Der nach hinten verlaufende Ausführkanal steigt zuerst etwas an und läuft dann leicht abfallend über einen Wulst des Daches der Progenitalen Kammer. Dicht vor der Eugenitalöffnung mündet er unter einer cuticularen Querspange in die Progenitale Kammer. Der Kanal ist von einer Intima ausgekleidet. Das Drüsenlumen (Ø 50 µm) ist nach den durchgeführten Fixierungen immer leer. Es ist daher anzunehmen, daß in den akzessorischen Drüsen des Genitaltraktes, d. h. sowohl in der paarigen als auch in der unpaaren, lipoidhaltige Stoffe sezerniert werden. – Rechts und links des Kanals sind mächtige Muskeln zu sehen (Abb. 4), die waagerecht laterad ziehen und am Dach der Progenitalen Kammer inserieren.

3.1.4. Progenitale Kammer

Einen großen Raum zwischen Genitalapparat (Ductus ejaculatorius + Anhangsorgane) und Genitalklappen stellt die Progenitale Kammer dar (Abb. 6, 9). Sie wirkt bei *N. denticulata* geräumiger als bei *N. cornuta*. Die laterale Wand, die an den Keimzellenabschnitt des Hodens grenzt, ist ähnlich wie das Notogaster gefeldert. Dorsolateral geht die Intima in das cuticulare Spangensystem über, mit dem sie elastisch verbunden ist.

Lateral wird der ,,Penis" von flügelähnlichen Gebilden, die zum cuticularen Spangensystem gehören, begrenzt (Abb. 7, 11). Sie ragen, besonders bei *N. denticulata,* weit in die Progenitale Kammer hinein. Distal findet man zwei längs verlaufende Leisten, die Amphioidsklerite. Auf ihnen inserieren auf relativ hohen Höckern (4,5 µm) je acht ca. 15 µm lange Borsten, die alle ventromediad zum Raum unter der

primären Geschlechtsöffnung weisen. Die Borsten sind in drei Gruppen angeordnet. In ihrem Inneren sind sie hohl und ähneln den Solenidien auf den Tarsen des ersten Beinpaares. Welche Funktion ihnen zukommt, bleibt unklar.

Die zwei Paar Genitalnäpfe liegen außerhalb der Progenitalen Kammer direkt über den sklerotisierten Genitalklappen. Sie reichen bis zur Innenkante der Klappen (Abb. 6, 7).

3.2. Weiblicher Genitaltrakt

Wie bei den Männchen von *N. cornuta* und *N. denticulata* ist auch bei den Weibchen in der Ausbildung der Geschlechtsorgane kein signifikanter Unterschied zwischen den Arten festzustellen. Der weibliche Genitaltrakt ist sehr einfach gebaut (Abb. 12). Er gliedert sich in Ovar, unpaaren Ovidukt, Vagina und Progenitale Kammer. Außerdem sind paarige Receptacula seminis vorhanden. Akzessorische Drüsen oder ein Ovipositor konnten nicht nachgewiesen werden.

3.2.1. Ovar

Das Ovar ähnelt in der Aufsicht einem gleichschenkeligen Dreieck mit abgerundeten Ecken, dessen Basis sich hinten im Tier befindet (Abb. 13). Es erstreckt sich hier von einer Flanke des Idiosomas zur anderen. Im Querschnitt gleicht das Ovar einer flachen Sichel. Das Ovarepithel wird von flachen Zellen gebildet, die etwas gegeneinander verschoben sind, so daß man von zwei Zellreihen sprechen kann. In den relativ großen Kernen ist manchmal ein Nucleolus erkennbar. Das eigentliche Keimlager bildet median, in der rostrad weisenden Spitze des Dreiecks, einen großen Komplex. Hier wechseln Oogonien mit Zellen ab, die wahrscheinlich Nährfunktion haben.

In der Wachstumsphase der Oocyten wandern diese nach hinten und zu den Seiten. Man kann daher, von vorne nach rückwärts fortschreitend, alle Stadien der Größenzunahme beobachten. Die Kerne erreichen relativ rasch ihre Endgröße und besitzen einen riesigen Nucleolus, während die Oocyte selbst erst kurz vor dem Eintritt in den Ovidukt ihre größte Ausdehnung erreicht (Ø 80 µm). Das Zellplasma erscheint dicht, nur peripher sind einige Zonen heller. Eine Eihülle ist noch nicht ausgebildet. Eine Differenzierung von Trophocyten wurde nicht festgestellt, dagegen kann man dünne Nährstränge beobachten, die von den Oocyten zum Keimlager führen (Abb. 14). Vor dem Einsetzen der Dotterbildung wird in der Entwicklung offensichtlich eine Ruhepause eingelegt. Eier während und nach der Dotterbildungsphase findet man erst einige Zeit vor der jahreszeitlich begrenzten Eiablage, d. h. bei *N. denticulata* ab November/Dezember und bei *N. cornuta* ab Februar/März (s. VISTO-

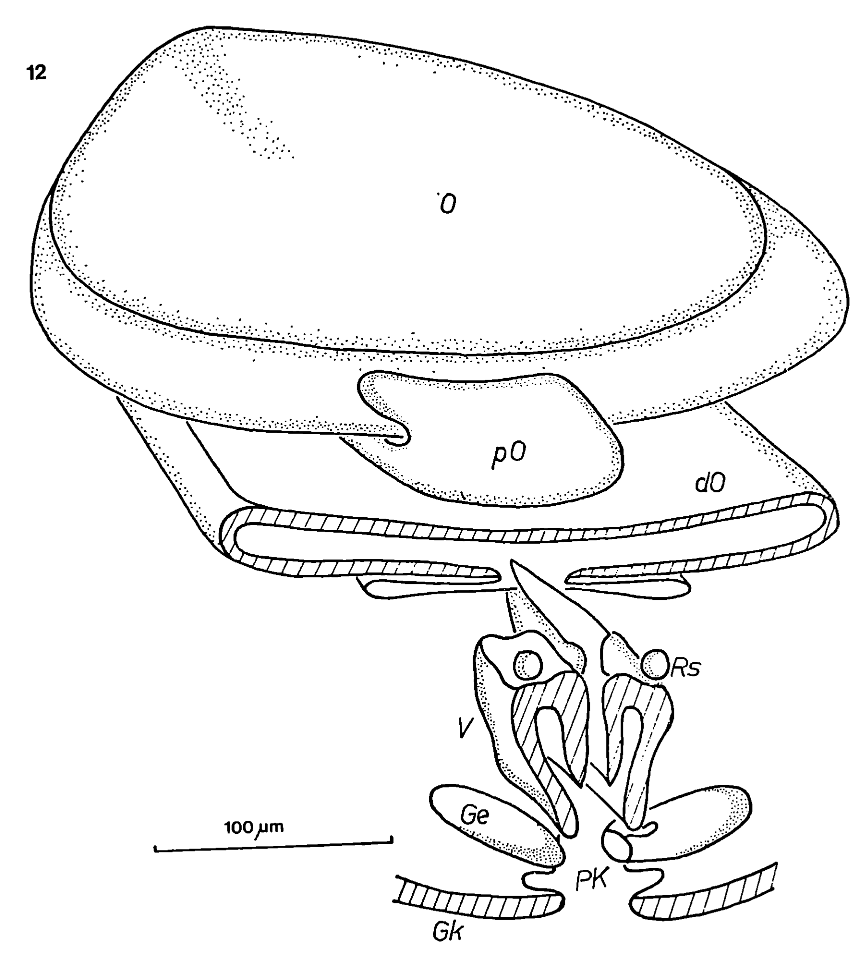


Abb. 12: Ansicht des weiblichen Genitaltraktes von dorsoposterolateral (distaler Ovidukt und Vagina angeschnitten).

RIN, 1978 b). Weibchen, die nach der Eiablage fixiert wurden, weisen nur dotterfreie Oocyten in allen Entwicklungsphasen auf. Die Dotterbildung erfolgt zentripetal. Der Kern liegt nun meist in der unteren Hälfte.

3.2.2. Laterale Zellen

Dem gesamten Integument des Opisthosomas liegt innen, ventral und lateral, eine ein- bis dreifache Zellschicht auf, die sich mit Azan

ebenso wie mit Haematoxylin-Eosin stark dunkelrot anfärbt (Abb. 15). Diese „Lateralen Zellen“ (sensu ALBERTI, 1974) haben engen Kontakt mit dem Ovar. Lateral der Genitalklappen bilden sie eine dicke Zellschicht, die bis zum Hinterrand des Epimers IV reicht. Während diese Zellen bei *N. cornuta* vorwiegend ventral liegen, ziehen sie bei *N. denticulata* lateral bis zum Beginn der Rückendecke hoch. Die Funktion der Lateralen Zellen ließ sich bisher nicht deuten.

3.2.3. Ovidukt

Nach Abschluß der Dotterbildung treten die Eier aus dem posterioren Teil des Ovars in den unpaaren Ovidukt ein, der zuerst unter dem Ovar rostrad verläuft, dann ventrad umbiegt und nach hinten zur Vagina zieht (Abb. 12). Der Ovidukt ist in seinem gesamten Verlauf dorsoventral zusammengedrückt und an seinem Beginn stark gefaltet. Das Epithel des proximalen Ovidukts besteht aus sehr flachen Zellen mit stark acidophilen Kernen (Ø 2 µm) (Abb. 15). Diese Zellen haben offenbar keine sezernierende Funktion. Außen liegt eine dicke Muskelschicht auf, die für einen raschen Transport in den zweiten Abschnitt des Ovidukts sorgt. Im ersten Teil findet man daher nie Eier.

Im zweiten, nach hinten gerichteten Oviduktabschnitt befinden sich dagegen oft ein bis drei Eizellen. Zunächst wird die Eischale abgeschieden, dann bleiben die fertigen Eier hier bis zur Ablage. Das Epithel des distalen Oviduktabschnittes hat ein ganz anderes Aussehen als das des proximalen. Die Zellen sind kubisch und haben einen Durchmesser von 15 µm (Kern 4–6 µm). Sie haben Drüsenfunktion. Ihr Sekret ist am Aufbau der Eischale beteiligt. Dem Epithel liegt ein dichtes Muskelnetz auf. Im Lumen findet man ein diffus strukturiertes Sekret, dessen Dichte bei Anwesenheit von Eiern zunimmt.

Die Schale der Eier ist dreischichtig. Man kann innen eine homogene, gleichmäßig dicke Schicht (2 µm) erkennen, daran schließt sich nach außen eine dünne „Membran“ an, die ganz dunkel erscheint. Als äußerste Hülle beobachtet man eine Schicht, deren Anfärbbarkeit zentrifugal zunimmt. Diese Schicht bildet die unregelmäßig „rauh“ erscheinende Oberflächenstruktur der Eier.

3.2.4. Vagina, Progenitale Kammer und Receptacula seminis

Der distale Teil des Ovidukts behält bis zum Übergang in die Vagina seine volle Breite. Im Ruhezustand ist die Öffnung zwischen Ovidukt und der stark sklerotisierten Vagina sehr schmal. Man findet hier einige kleine Epithelfalten. Die Intima ist deutlich zweischichtig ausgebildet. Der distal eingefaltete Teil der Vagina trägt Papillen (Abb. 16). Die Papillen könnten vielleicht zum Festhalten des Spermatröpfchens

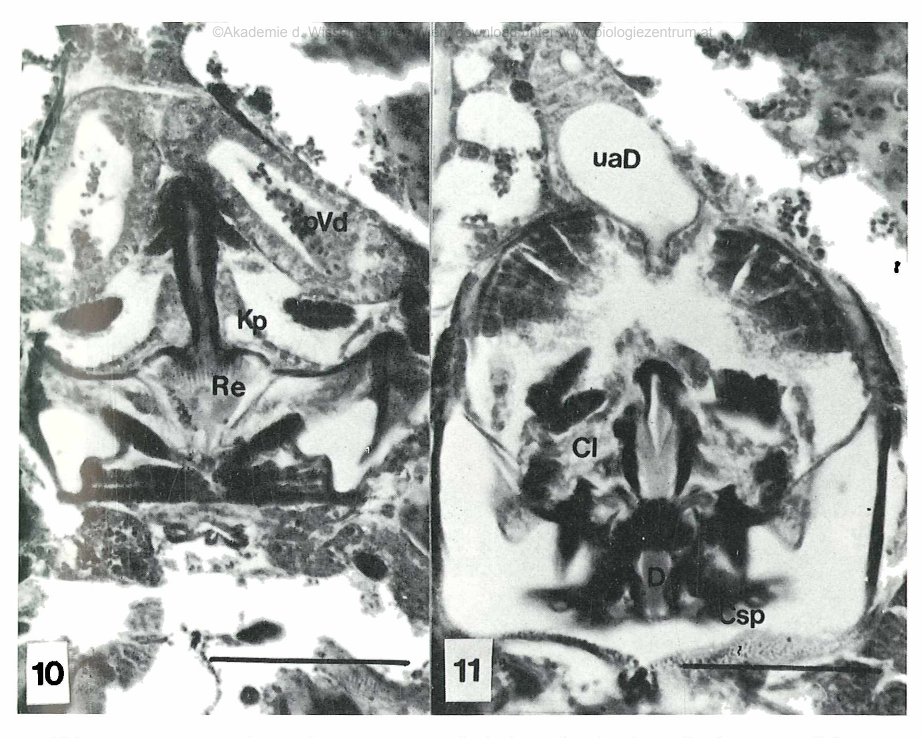


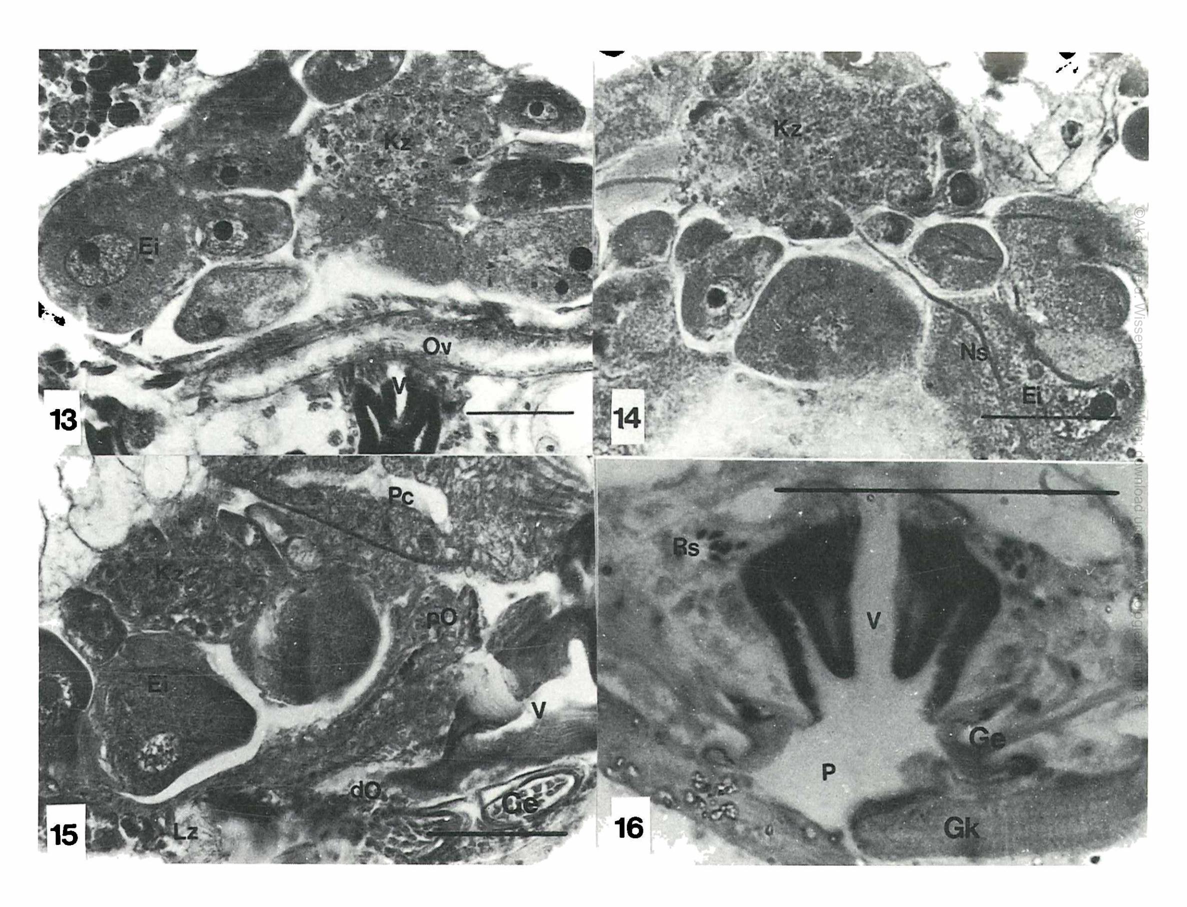
Abb. 10, 11: N. denticulata: Horizontalschnitte durch den distalen männlichen Genitaltrakt.

Abb. 13: N. denticulata: Horizontalschnitt durch Ovar und distalen Ovidukt.

Abb. 14: N. cornuta: Horizontalschnitt durch das Ovar, Oocyten mit Nährsträngen.

Abb. 15: N. denticulata: Längsschnitt durch den weiblichen Genitaltrakt.

Abb. 16: N. denticulata: Querschnitt durch Vagina und Receptacula seminis.


Kz
Ei
Ov
V
13
Kz
Ns
Ei
14
Pc
Kz
pO
Ei
V
dO
Ge
15
Lz
Rs
V
Ge
P
Gk
16

während der Aufnahme dienen. Das Tröpfchen haftet nämlich sehr fest am Stiel, wie die Beobachtung eines Weibchens während der Spermaaufnahme zeigte. Der Spermatophorenstiel bog sich weit herunter, bis der Kontakt endlich abriß.

Die hintere Wand der Vagina grenzt direkt an das Rectum. Beim Durchtritt eines Eies wird das Rectum vermutlich zusammengedrückt, während Genital- und Analklappen gleichzeitig geöffnet werden.

Zwischen Vagina und Genitalklappen liegt die Progenitale Kammer, deren Wand mehrere tiefe Falten bildet, so daß die Kammer während der Eiablage stark erweitert werden kann. In die Progenitale Kammer münden zwei Paar große Genitalnäpfe (Abb. 15, 16).

Zum weiblichen Genitaltrakt gehört schließlich noch ein Paar Receptacula seminis (Abb. 16), das lateral der Vagina liegt. Wie die Spermien in die Receptacula gelangen und wo die Besamung der Eier erfolgt, ließ sich an Hand der Schnitte nicht eruieren.

3.3. Diskussion

3.3.1. Männlicher Genitaltrakt

Die Nicoletiellidae besitzen einen unpaaren Hoden, wie er auch bei anderen Vertretern der Eleutherengona (Bdellidae, ALBERTI, 1974; Anystidae, THOR, 1904) und Parasitengona ausgebildet ist. In der letztgenannten Gruppe ist der Hoden meist, wie bei den Calyptostomidae (VISTORIN-THEIS, 1977), gelappt, kann aber nach VITZTHUM (1943) auf eine einfache Hufeisenform zurückgeführt werden. Ein weiteres gemeinsames Merkmal prostigmater Milben ist der Aufbau des Hodens aus getrennten Keim- und Drüsenepithelien, die das Hodenlumen umgeben. Während bei den Milbenfamilien Erythraeidae (THOR, 1904; WITTE, 1975a), Bdellidae (MICHAEL, 1896; EHARA, 1960; ALBERTI, 1974) und Calyptostomidae (VISTORIN-THEIS, 1977) der Keimzellenabschnitt vorwiegend dorsal im Hoden zu finden ist, liegt er bei den Nicoletiellidae im ventralen Bereich der rostrad weisenden Hodenschenkel. Die lichtmikroskopisch sichtbaren histologischen Details lassen im übrigen auf einen übereinstimmenden Bau schließen. Ob sich diese Gemeinsamkeiten auch auf den feinstrukturellen Bereich erstrecken, müßten elektronenoptische Untersuchungen klären. Für Erythraeidae (WITTE & STORCH, 1973) und Bdellidae (ALBERTI & STORCH, 1976) konnten bereits derartige Ähnlichkeiten nachgewiesen werden. Untersucht werden sollte auch, ob die jeweils drei Hodensekrete der Nicoletiellidae, Erythraeidae (WITTE & STORCH, 1973; WITTE, 1975a, 1977) und Calyptostomidae (VISTORIN-THEIS, 1977) homolog sind.

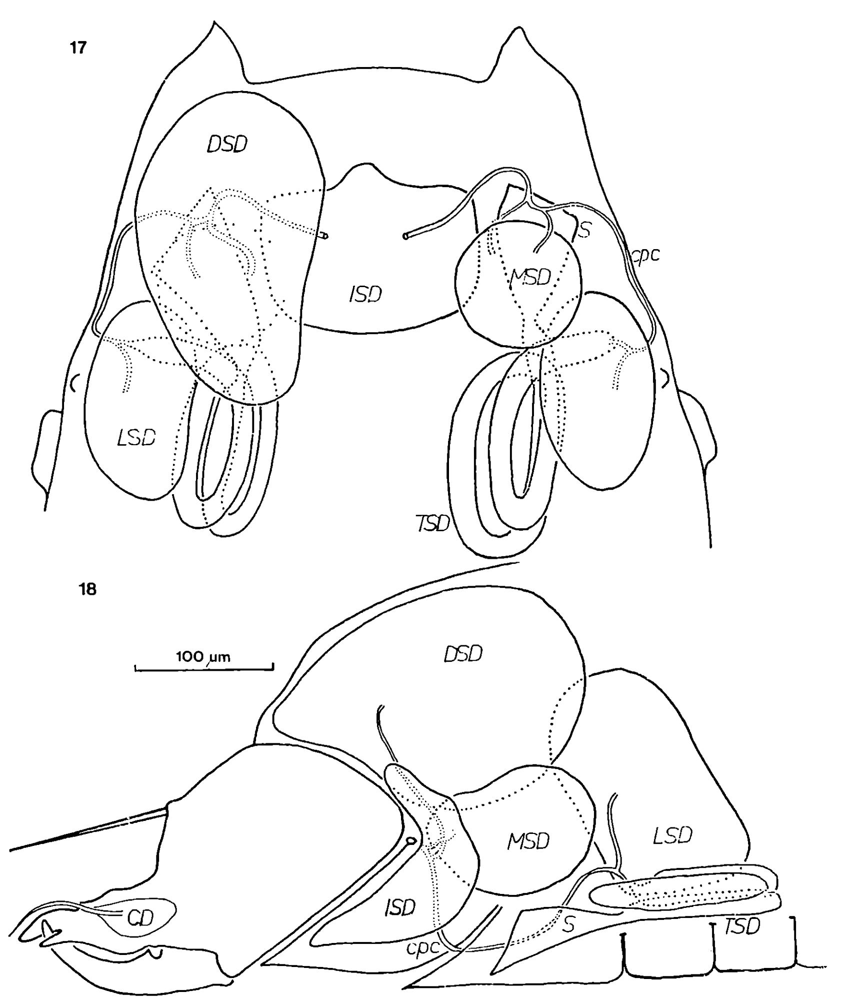


Abb. 17: Dorsalansicht der Drüsen des podocephalischen Systems (die rechte Dorsolaterale Speicheldrüse ist nicht eingezeichnet).

Abb. 18: Von der Mediane des Tieres aus gesehene Seitenansicht der Drüsen.

Wie die meisten Trombidiformes besitzen auch die Nicoletiellidae paarige Vasa deferentia. Ausnahmen mit nur unpaarem Vas deferens stellen die Halacaridae (THOMAE, 1926) und Tetranychidae (BLAUVELT, 1945) dar.

Die Ausgestaltung des Ductus ejaculatorius und die Zahl und die Ausmündungsverhältnisse der akzessorischen Drüsen sind bei den einzelnen Milbenfamilien recht unterschiedlich, so daß zur Zeit Homologieschlüsse noch gewagt erscheinen. Vielleicht stellt die schlauchförmige, unpaare, ventral liegende Drüse (Glandula tubularis anterior, VITZTHUM, 1943), die bei den Nicoletiellidae nahe der Eugenitalöffnung in die Progenitale Kammer mündet, eine Ausnahme dar. Nach WITTE 1975 a, 1977) schützt das Sekret dieser Drüse bei den Erythraeidae den Genitaltrakt gegen Feuchtigkeitsverlust bzw. verhindert ein Eindringen von Luftsauerstoff. MATHUR & LEROUX (1970) geben an, daß die Drüse bei *Allothrombium lerouxi* „oily drops" abscheide. ALBERTI (1974) nennt für die Bdellidae Fett. Die zuletzt genannten Autoren vermuten, daß das Sekret die Benetzbarkeit der Spermatophoren verhindere.

3.3.2. Weiblicher Genitaltrakt

Das Ovar der Nicoletiellidae ist wie das der übrigen Trombidiformes unpaar und wie bei den bisher untersuchten Eleutherengona sehr einfach gebaut. Der Modus der Eibildung unterscheidet sich jedoch deutlich vom nutrimentären Typ, der für eine ganze Reihe von Milbengruppen beschrieben worden ist, so z. B. für Tetranychidae (LANGENSCHEIDT, 1973), Erythraeidae (WITTE, 1975b), Oribatei (WOODRING & COOK, 1962) und Acaridae (PRASSE, 1968). Die Versorgung über Nährstränge, die das Keimlager mit den Oocyten verbinden, ähnelt dem telotrophen Typ der meroistischen Ovariolen der Insekten (WEBER, 1966). Zentripetale Dotterbildung wurde auch bei den Bdellidae (ALBERTI, 1974) beobachtet. Die Oogenese ist abgeschlossen, bevor die Eizellen das Ovar verlassen. Im Ovidukt werden nur mehr die Eihüllen angelagert.

Fraglich ist die Bedeutung der Lateralen Zellen, die dem Ovar direkt anliegen. Ähnliche Zellen wurden bereits bei anderen Milben beschrieben (HENKING, 1882; SCHMIDT, 1936; ALBERTI, 1974; THOMAE, 1926). Eine Deutung als Fettkörper (HENKING, 1882) oder embryonale Eier (SCHMIDT, 1936) ist meiner Ansicht nach bei den Nicoletiellidae nicht möglich. Wahrscheinlicher erscheint mir hingegen eine Nährfunktion, die auch ALBERTI (1974) bei den Bdellidae vermutet.

Während bei den Parasitengona noch paarige Ovidukte zu finden sind (Calyptostomidae, VISTORIN-THEIS, 1977; Erythraeidae, WITTE, 1975b), beobachtet man bei den Eleutherengona vorwiegend unpaare Ovidukte, die zwei Abschnitte unterscheiden lassen. Dies ist bei den Nicoletiellidae ebenso der Fall wie bei den Anystidae (THOR, 1904), Tetranychidae (BLAUVELT, 1945), Bdellidae (ALBERTI, 1974).

Ob Receptacula seminis vorhanden sind oder nicht, scheint in den einzelnen Gruppen keiner Regel unterworfen zu sein, ebensowenig ihre Ausgestaltung und Lage im weiblichen Genitaltrakt. Auch Ort und Zeitpunkt der Besamung sind offenbar nicht einheitlich. Nach WITTE (1975b) erfolgt die Besamung der Eier bei den Erythraeidae wahrscheinlich im Ovar oder den paarigen Ovidukten, auch bei den Tetranychidae (BEAMENT, 1951) soll die Befruchtung im Ovar erfolgen, da die beschalten Eier keine Mikropyle besitzen. MITCHELL (1964) nennt dagegen bei *Blankaartia acuscutellaria* die Progenitale Kammer als Besamungsort. Im weiblichen Genitaltrakt der Nicoletiellidae wurden Spermien bisher ausschließlich in den Receptacula seminis gefunden. Es ist daher zur Zeit nicht möglich, eine Vermutung über Ort oder Zeitpunkt der Besamung auszusprechen.

4. Drüsensystem

4.1. Das podocephalische System

Bei einer Reihe von Milbenfamilien der Trombidiformes wurden jeweils ein Paar tubuläre Drüsen (in der Literatur teilweise auch als Coxaldrüsen bezeichnet) sowie vier acinöse Drüsenpaare nachgewiesen. Das Drüsensystem der Nicoletiellidae wurde nun daraufhin untersucht, ob es mit diesen Gruppen übereinstimmt. Im folgenden wird die Nomenklatur von BROWN (1952) und MOSS (1962) zugrunde gelegt und außerdem dem Vorschlag von VISTORIN-THEIS (1977) gefolgt, wonach die Drüsen entsprechend ihrer Einmündung in den Podocephalischen Kanal numeriert werden, beginnend mit der Tubulären Drüse.

4.1.1. *Podocephalischer Kanal*

Der Podocephalische Kanal (cpc, nach GRANDJEAN, 1937) nimmt im Idiosoma von *N. cornuta* und *N. denticulata* den gleichen Verlauf. Er beginnt an der Tubulären Drüse, etwa zwischen den Epimera I und II, steigt steil laterad auf und nimmt, bevor er in das Integument einmündet, den Ausführgang der 2. Podocephalischen Drüse, der Lateralen Speicheldrüse, auf (Abb. 20, 22). Nach dem Eintritt in das Integument wendet sich der Kanal rostrad und zieht mit einem leichten Gefälle zu den „ventralen Hörnern", die lateral das Infracapitulum umgeben. Der im Integument verlaufende Abschnitt stellt eine geschlossene Röhre dar, die im Querschnitt kreisrund ist und einen Durchmesser von 6–7 µm hat (Abb. 22). An der Innenseite des „Horns" tritt der Podocephalische Kanal als dickwandiger Schlauch wieder ins Körperinnere, wendet sich jäh nach oben und mündet an der äußersten oberen Hinterkante in das Infracapitulum ein. In diesem Bereich nimmt der Kanal die Ausführgänge

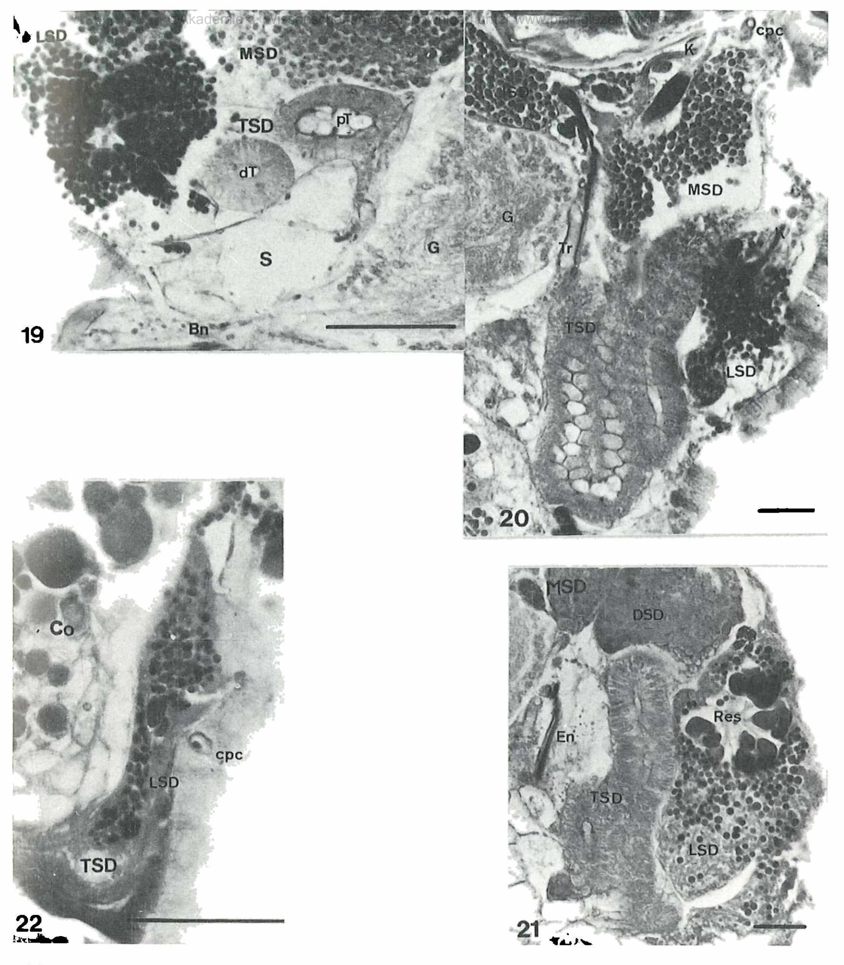


Abb. 19: N. denticulata: Querschnitt im Bereich des Sacculus der Tubulären Speicheldrüse und des vom „Gehirn" zum Bein I ziehenden Nervs.

Abb. 20: N. denticulata: Horizontalschnitt in Höhe der Tubulären Drüse.

Abb. 21: N. denticulata: Horizontalschnitt im Bereich des Sekretreservoirs der Lateralen Speicheldrüse.

Abb. 22: N. cornuta: Querschnitt durch eine atrophierte Laterale Speicheldrüse und den im Integument verlaufenden Podocephalischen Kanal.

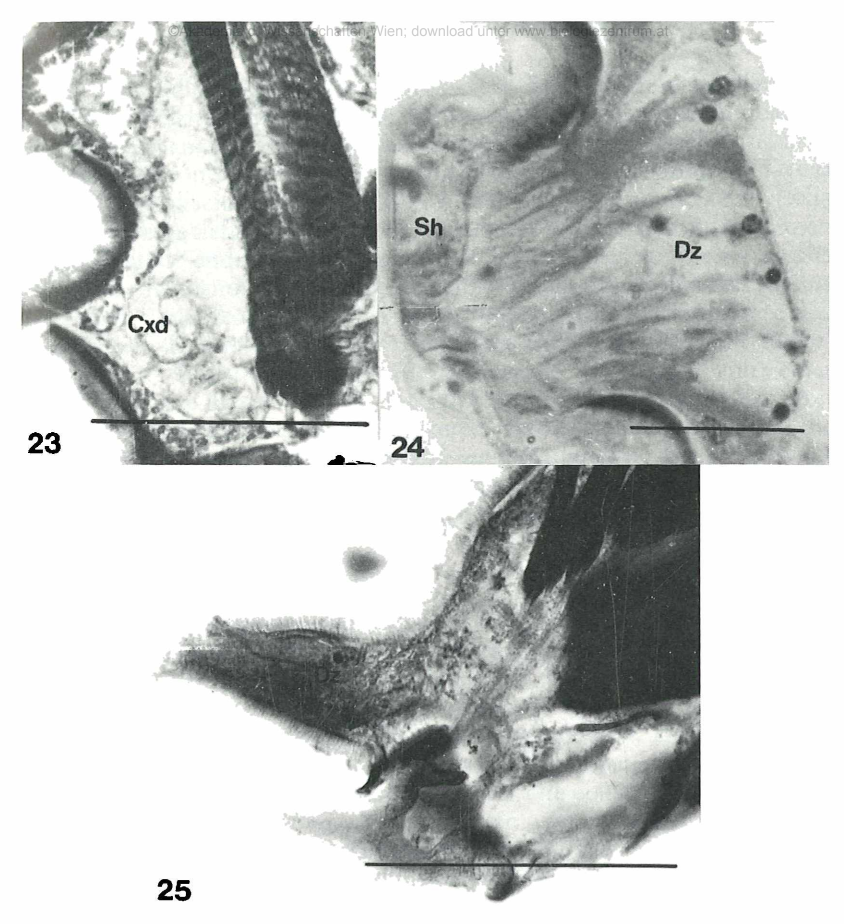


Abb. 23: N. denticulata: Horizontalschnitt in Höhe der Coxaldrüsen.

Abb. 24: N. cornuta: Horizontalschnitt durch einen Seitenhöcker.

Abb. 25: N. denticulata: Längsschnitt durch eine Chelicere im Bereich der Chelicerendrüse.

der 3. und 4. Podocephalischen Drüsen, d. h. der Dorsolateralen und Medianen Speicheldrüsen, auf. Am Hinterrand des Infracapitulumdaches verläuft der Kanal zuerst im Inneren quer zur Körperlängsachse mediad. Hier mündet von hinten her der Ausführgang der Infracapitulären Drüse (3. Podocephalische Drüse) ein. Der Kanal tritt dann an die Oberfläche und geht in eine tiefe, oben offene Rinne über. Die sich nähernden Rinnen beider Seiten enden in Höhe der Chelicerenführungsleisten. Bei *N. cornuta* lenkt nun ein median liegender Wulst das Speichelsekret aus den quer verlaufenden Rinnen nach vorne zum Oberlippensockel (= Epistom, KAESTNER, 1969; = postlabre PLS, GRANDJEAN, 1942 a) um. Dieser Wulst wird bei *N. denticulata* zusätzlich von einer Cuticularspange überdeckt, die den Hinterrand des Infracapitulums mit den Führungsleisten für die Cheliceren verbindet. Ähnlich sind die Verhältnisse auch bei *N. jaquemarti* und *N. luteum*. Bei *Eunicolina tuberculata* fehlt dagegen der Umlenkungswulst. Der mediane Bereich wird aber auch hier von einer Cuticularspange abgedeckt.

4.1.2. Tubuläre Speicheldrüsen

Die Tubuläre Speicheldrüse jeder Seite beginnt mit einem mächtigen Sacculus, der innen an das „Gehirn", außen an die Laterale Speicheldrüse grenzt (Abb. 19). Vorne und oben schließt ihn die Mediane Speicheldrüse ab. Er geht in Höhe des zweiten Epimers in den tubulären Teil über, der mit seinen Windungen den Sacculus zum Teil abdeckt. Der Sacculus ist durch eine horizontal verlaufende „Membran" in einen großen ventralen und einen kleineren dorsalen Bereich geteilt. Die einschichtige Membran läßt keine Zellen erkennen. Auf Schnitten von in Alkoholgemischen fixierten Tieren ist der obere Teil des Sacculus immer leer, während man im lateralen Bereich der unteren Hälfte reticulär erscheinende Strukturen findet. Die Epithelzellen des Sacculus (Abb. 19) ähneln in ihrer Morphologie denen der Coxaldrüsen (s. Kapitel 4.2.). Die Kerne sind länglich und messen ungefähr 4 µm im Durchmesser. Der schlauchförmige Abschnitt der Tubulären Drüse besteht aus eineinhalb Windungen. Er beginnt an der Einmündung des Sacculus, zieht etwa 60 µm nach hinten und wendet sich dann etwas höher und weiter median nach vorne. Diese ersten beiden Abschnitte haben einen relativ großen Durchmesser (55 µm) und weites, ovales Lumen (∅ 30 × 10 µm). Dieses Lumen ist im Querschnitt netzartig durch sechs Septen unterteilt. In Horizontalschnitten sieht man auch das bei den Rhagidiidae (EHRNSBERGER, 1979) beschriebene Wabenmuster (Abb. 20). Das Tubulusepithel wird im Querschnitt von sechs Zellen (9–10 µm hoch) gebildet, die Drüsencharakter haben. Die Kerne (∅ 4 µm) liegen in der Mitte der Zellen und besitzen meist zwei bis drei Nucleoli. Außen liegt dem Schlauch eine sich

dunkel anfärbende Schicht auf. In seinem weiteren Verlauf beschreibt der Tubulus eine vollständige Windung. Sein Querschnitt ist nun drehrund und besitzt ein ebensolches Lumen, dessen Durchmesser nur etwa 4 μm beträgt. Im Querschnitt trifft man jetzt nur mehr drei Zellkerne gleichzeitig an. Die Zellgrenzen erscheinen deutlicher. Im Gegensatz zum proximalen Teil des Tubulus, wo das Plasma der Zellen regellos strukturiert ist, kann man im distalen Teil eine radiäre Streifung erkennen (Abb. 19, 21). Über dem Epimer II zieht der letzte Teil der Tubulären Drüse laterad und geht relativ dicht unter dem Integument in den Podocephalischen Kanal über.

4.1.3. Laterale Speicheldrüsen

Etwa in Höhe der Lateralaugen und der Seitenhöcker liegen die Lateralen Speicheldrüsen. Sie nehmen den Raum zwischen der Rückendecke und den Tubulären Drüsen ein. Die Größe der Drüsen schwankt beträchtlich bei den untersuchten Tieren. Offenbar besteht ein Zusammenhang mit der Aufenthaltsdauer im Zuchtgefäß. Tiere, die kurz nach der Aufsammlung fixiert wurden, zeigten weit mächtigere Laterale Speicheldrüsen als solche, die erst zwei bis drei Monate nach dem Fang histologisch untersucht wurden. Außerdem wurde festgestellt, daß die Drüsen bei *N. cornuta* schmäler sind als bei *N. denticulata.* Jede Drüse besteht aus sechs Zellen. Die Kerne (Ø 7 μm) liegen peripher. Das Zellumen ist mit 3–5 μm großen Sekrettröpfchen angefüllt. Im vorderen Bereich befindet sich in halber Höhe der Drüse ein Reservoir, in das die Zellen ihr Sekret entleeren (Abb. 19, 21). Von hier führt der Ausführkanal nach unten und mündet gleich nach dem Verlassen der Drüse in den Podocephalischen Kanal.

4.1.4. Dorsolaterale und Mediane Speicheldrüsen

Die beiden folgenden acinösen Drüsenpaare (3. und 4. Podocephalische Drüsen) sind histologisch kaum zu unterscheiden. Das Mediane erscheint in der Regel etwas dunkler.

Die Dorsolateralen Speicheldrüsen sind die größten des Drüsenkomplexes. Sie füllen den Raum zwischen „Gehirn" und lateraler Körperwand aus, grenzen mit ihrem posterioren Teil an die Lateralen Speicheldrüsen, dorsal an die Rückendecke, ragen hier bis in die Cornua und liegen über den Medianen und Tubulären Speicheldrüsen (Abb. 17, 18). Zellgrenzen sind schwer zu erkennen. Es ist aber anzunehmen, daß jede Drüse aus mehr als sieben Zellen besteht. Die Kerne haben einen Durchmesser von 13 μm und einen 5 μm großen Nucleolus. Der Ausführkanal beginnt im oberen Drittel der Drüse und zieht fast senkrecht 65 μm nach unten.

Als kleinste Munddrüsen münden kurz nach den vorigen die Medianen Speicheldrüsen in den Podocephalischen Kanal (Abb. 20). Sie erscheinen in Querschnitten meist als kugelige Gebilde, sind aber in Längs- und Horizontalschnitten dreieckig. Ihre sechs Zellen sind zu je drei in übereinanderliegenden Ebenen angeordnet. Die vorderste der unteren Zellen unterscheidet sich meist von den übrigen durch einen feiner granulären Inhalt. Jede Zelle sammelt ihr Sekret in einem zelleigenen Reservoir, das zur Mitte der Drüse hin orientiert ist und an den Ausführgang grenzt. Der Ausführgang verläuft in der Drüse horizontal nach vorne und zieht dann in einem horizontal gelegenen Bogen zum Podocephalischen Kanal.

4.1.5. *Infracapituläre Drüsen*

Weitere acinöse Drüsen stellen die Infracapitulären Drüsen dar, die zwar in den Schnitten als Einheit erscheinen, aber auf Grund der Existenz zweier Ausführkanäle als paarig anzusehen sind. Der Drüsenkomplex liegt dorsal des Pharynx im Infracapitulum und füllt dieses ganz aus. Die zwei großen Levatoren des Pharynx durchqueren die Drüse. Hinter dem querverlaufenden Podocephalischen Kanal biegt die Drüse dorsad und schiebt sich zwischen Cheliceren und „Gehirn“ Lateral finden sich hier die posterodorsad verlaufenden Retraktormuskeln der Cheliceren und außerdem die Medianen Speicheldrüsen. Histologisch lassen sich die Infracapitulären Drüsen nicht von den Dorsolateralen und Medianen Speicheldrüsen unterscheiden. Die Kerne (Ø 4 µm) liegen an der Dorsalseite bzw. an der Frontalseite des hinteren Anteils. Die beiden Ausführkanäle beginnen im vorderen Drittel der Drüse, ziehen zuerst durch diese nach hinten, bilden eine Schleife nach oben und münden von hinten in den noch geschlossenen, querverlaufenden Podocephalischen Kanal jeder Seite. Da die Infracapitulären Drüsen bei den untersuchten *Nicoletiella*-Arten in den Sammelkanal (cpc) münden, möchte ich sie als fünftes Podocephalisches Drüsenpaar bezeichnen. Von der Morphologie her ist zu erwarten, daß sie ähnliche Funktionen wie die übrigen acinösen Drüsen zu erfüllen haben. Histochemische Untersuchungen zur völligen Klärung müssen noch durchgeführt werden.

4.2. Coxaldrüsen

Im lateralen, hinteren Bereich aller Epimera sind Zellen zu sehen, die denen des Sacculusepithels ähneln. Es handelt sich um Coxaldrüsen. Besonders auf Horizontalschnitten erkennt man sie in Höhe der Apodemobergrenzen (Abb. 23). Die Zellen besitzen einen 5–7 µm großen Kern, der meist peripher liegt. Sie erscheinen in allen drei Schnittebenen rund (Ø 16 µm). In ihrem Inneren kann man einen

feingranulären, kaum anfärbbaren Inhalt feststellen. Während in den Epimera I bis III nur jeweils drei bis vier Drüsenzellen zu finden sind, besteht die Coxaldrüse des Epimers IV aus mindestens sieben bis neun Zellen. Diese sind in drei Schichten übereinander angeordnet.

Lediglich im Epimer IV konnte ich einen Ausführkanal feststellen, der posteromediad verläuft, nachdem er die Drüse verlassen hat. Er mündet an einer Struktur aus, die COINEAU (1964 a) bei der Art *Eunicolina travei* mit „puits tégumentaire (pts)" bezeichnet. Es ist dies eine trichterförmige Einstülpung des Integuments, deren Öffnung hinter dem Epimer IV liegt. Der „Trichter" ragt bei *Eunicolina travei* bzw. *tuberculata* und bei *N. denticulata* weit nach innen. Bei den ersten zwei Arten weist er etwas rostrad, bei der letzten liegt er parallel zum hinteren Apodem des Epimers IV. Auf histologischen Schnitten von *N. denticulata* erkennt man rund um die Spitze des Trichters ins Körperinnere ragende fingerförmige Fortsätze, an denen ein Muskel inseriert, der mediad zum Endosternit zieht. Die Cuticula des Trichters trägt zahlreiche Papillen, die alle nach außen weisen. Es bleibt unklar, welche Funktion den Papillen und dem Muskel zukommt. – Der Trichter ist in der oben erwähnten Ausbildung nur bei den Adulti vorhanden und auch im Milchsäurepräparat gut sichtbar. Untersucht man dagegen Nymphen, so stellt man fest, daß der Trichter ganz fehlen kann oder aber in einfacherer Ausbildung vorhanden ist. Bei der Protonymphe von *Eunicolina tuberculata* findet sich ein gerader, kleiner Trichter, der bei den folgenden Stasen größer wird und sich rostrad wendet. Bei allen Nymphenstadien von *N. cornuta* und *N. denticulata* erkennt man weder im Milchsäurepräparat noch auf histologischen Schnitten einen Trichter. Ebensowenig konnte ich hier einen Ausführkanal der Coxaldrüsen nachweisen.

4.3 Seitenhöcker und Chelicerendrüsen

Neben den Podocephalischen Drüsen und den vier Paar Coxaldrüsen besitzen die Nicoletiellidae zwei weitere paarig angelegte Drüsen, deren Funktion jedoch vorläufig ungeklärt bleiben muß: die Seitenhöcker, die hinter den Lateralaugen oder im Bereich der Lateralborsten liegen, und die Chelicerendrüsen, die sich in den Digiti fixi befinden.

Seitenhöcker: Ein auffälliges Merkmal der Familie Nicoletiellidae (Ausnahme: Sellnickiellinae) sind die sogenannten Seitenhöcker (tubercules glandulaires, BERLESE, 1911; pustules, GRANDJEAN, 1942; glandlike organs, ATYEO & CROSSLEY, 1961). Bei der histologischen Untersuchung der *Nicoletiella*-Arten (*N. cornuta* und *N. denticulata*) konnte ich erstmals den drüsigen Charakter der Seitenhöcker feststellen. Die acidophilen Drüsenzellen schließen sich unmittelbar an die Laterale

Speicheldrüse an; alle liegen in einer horizontalen Ebene, die etwa die dreifache Ausdehnung des äußerlich sichtbaren Höckers hat (Abb. 24). Im proximalen Teil der Zellen liegen die Kerne (∅ 8 µm) mit je einem Nucleolus (2 µm). Hier ist auch das Cytoplasma konzentriert, während distal jede Zelle ein Sekretreservoir besitzt. Die Ausleitung des Sekrets an die Oberfläche erfolgt durch Poren, deren Anzahl je nach Artzugehörigkeit des Individuums und Stase sehr variiert. Über diesen Öffnungen befindet sich eine kuppelförmige Masse, die am lebenden Tier klebrig, gallertig ist. Dieser „Gallerthöcker" wird von Milchsäure nicht aufgelöst. Ihm liegt ein Häutchen auf.

Chelicerendrüse: Im distalen Bereich des Digitus fixus der Cheliceren von *N. cornuta* und *N. denticulata* befindet sich eine mehrzellige (mindestens vierzellige) Drüse, die durch die distale Chelicerenborste nach außen mündet (Abb. 25). Die Zellkerne (∅ 3,5 µm, winziger Nucleolus) liegen in unmittelbarer Nähe des Integuments. Die Lumina der Zellen erscheinen lanzettlich und zeigen mit ihrer Spitze nach vorne, wo sich ein Hohlraum (15 × 3 µm) befindet, in den sie ihr Sekret entleeren. In dieses Reservoir ragt die Borste, deren Basis mit einer „Manschette" umgeben, d. h. elastisch eingelenkt ist. Der frei herausragende Teil der Borste mißt ca. 40 µm und dringt beim Beutefang in das Futtertier ein. Die Ausgestaltung der Drüse und der dazugehörigen Borste deuten darauf hin, daß es sich um ein Organ handelt, das ein Gift sezerniert, das lähmend oder tötend wirkt.

4.4. Diskussion

VAN DER HAMMEN (1968) bezeichnet in seiner „Classification of Prostigmata" den Podocephalischen Kanal bei der 4. (Labidostommidae) und der 5. Gruppe (Parasitengona) als „internal" und beruft sich dabei auch auf Ergebnisse von GRANDJEAN (1942a, S. 192). Die beiden Autoren sind demnach der Auffassung, daß bei diesen beiden Gruppen übereinstimmende Verhältnisse vorliegen. Zieht man zum Beispiel die Erythraeidae (WITTE, 1972) und die Calyptostomidae (VISTORIN-THEIS, 1977) als Vertreter der Parasitengona heran, so befindet sich hier der Podocephalische Kanal im Inneren des Idiosomas, völlig losgelöst vom Integument. Bei den Nicoletiellidae hingegen verläuft der größte Teil des Podocephalischen Kanals im Integument, lediglich der Anfangsteil und das Verbindungsstück zwischen Notogaster und Infracapitulum befinden sich im Inneren. Der Verlauf des Podocephalischen Kanals ist also grundlegend anders als bei den Parasitengona. Man könnte die Lage des Podocephalischen Kanals bei den Nicoletiellidae als Übergangsstadium zwischen der 3. Gruppe (Raphignathoidea etc.) und der 5. Gruppe (Parasitengona) ansehen.

Seit den Untersuchungen von WOODRING (1973), ALBERTI (1973) sowie ALBERTI & STORCH (1973, 1974) besteht kein Zweifel an der Homologie der Tubulären Speicheldrüse zu nephridialen Segmentalorganen anderer Arthropoden. Auch bei den Nicoletiellidae findet man eine Gliederung in Sacculus und Tubulus, wobei sowohl *N. luteum* (ALBERTI & STORCH, 1977) als auch die hier untersuchten Arten ein besonders weites Lumen des Sacculus aufweisen. Bei *N. cornuta* und *N. denticulata* wurde zusätzlich eine Teilungsmembran nachgewiesen, die sich horizontal im Sacculus ausspannt. ALBERTI & STORCH (1977) bezeichnen das weite Lumen als ursprünglichen Typ innerhalb einer Reduktionsreihe, die bis zum vollständigen Fehlen des Sacculus reicht. Während die genannten Autoren allerdings davon ausgehen, daß die gesamte Gruppe der Parasitengona keinen Sacculus besitzt, konnte VISTORIN-THEIS (1977) nachweisen, daß dies zumindest für die Calyptostomidae nicht zutrifft.

Wie bei zahlreichen anderen Milbenfamilien, nämlich Bdellidae (ALBERTI, 1973), Rhagidiidae (EHRNSBERGER, 1979), Erythraeidae (WITTE, 1972) und Calyptostomidae (VISTORIN-THEIS, 1977), wurden auch bei den Nicoletiellidae vier Paar acinöse Speicheldrüsen gefunden. Einige weitere Familien und einzelne Arten weisen laut früheren Angaben drei bzw. fünf acinöse Drüsenpaare auf (THOR, 1904; SCHMIDT, 1936; BADER, 1938). Ob hier tatsächlich eine abweichende Anzahl von Drüsen vorliegt, sollten neuerliche Untersuchungen klären. Eine Ausnahme bilden offensichtlich die Tetranychidae (MILLS, 1973; ALBERTI & STORCH, 1974), die nur zwei Paar acinöse Drüsen besitzen. Die Medianen und Dorsolateralen Speicheldrüsen der Nicoletiellidae zeigen im histologischen Bild keine Unterschiede, es ist auch meist keine Abgrenzung zwischen den beiden Drüsenpaaren zu erkennen. Dieser Befund deckt sich mit den Ergebnissen bei den Bdellidae (ALBERTI & STORCH, 1973), wo auch in der Ultrastruktur weitgehende Übereinstimmung herrscht. Die Infracapitulären Drüsen gleichen den zwei soeben genannten Drüsen. Eventuell kann man diesen drei Drüsenpaaren eine ähnliche Funktion zuordnen. Die Lateralen Speicheldrüsen sehen dagegen im histologischen Bild völlig anders aus. Die Sekretgranula sind wesentlich größer als die der übrigen Drüsen. Auffallend ist auch, daß die Größe dieser Drüse zwischen den einzelnen Arten variiert, bzw., daß sie kleiner wird, je länger das Tier in Gefangenschaft gehalten wird. Die Lateralen Speicheldrüsen sind offensichtlich mit dem 3. Podocephalischen Drüsenpaar der Bdellidae (Bezeichnung nach ALBERTI, 1973) und Rhagidiidae (EHRNSBERGER, 1979) homolog, das bei diesen Spinnsekret produziert. Obwohl die Nicoletiellidae kein Spinnvermögen zeigen, ist dieses Drüsenpaar mächtig ausgebildet. Eine unpaare Tracheendrüse, wie

sie z. B. die Bdellidae und Erythraeidae besitzen, fehlt den Nicoletiellidae.

Nachdem bei den Rhagidiidae im Bereich der Coxen II–IV (EHRNSBERGER, 1973) und bei den Calyptostomidae an den Coxen I–IV (VISTORIN-THEIS, 1977) Coxaldrüsen beschrieben wurden, konnten nun auch bei den Nicoletiellidae vier derartige Drüsenpaare gefunden werden. Es gelang außerdem der Nachweis einer Ausleitung in die oben beschriebene trichterartige Struktur.

Während die Chelicerendrüse sicher im Zusammenhang mit dem Beutefang steht, ist die Funktion der Seitenhöcker noch ungeklärt. CANESTRINI (zit. n. OUDEMANS, 1906) hielt sie noch für Stigmen. OUDEMANS (1906) fand aber heraus, daß sie mit der Atmung nicht in Zusammenhang stehen. Auf Grund ihrer Position am Tier (seitlich, in der Mitte des Notogasters) könnte man vermuten, daß es sich bei den Seitenhöckern um öldrüsenähnliche Organe handelt, wie man sie bei den Sarcoptiformes findet. Es wäre auch die Funktion als Wehrdrüse denkbar. Die rein morphologischen Untersuchungen der letzten Jahrzehnte ergaben, daß diese Seitenhöcker vermehrt auftreten können, wie bei *N. jaquemarti* und *N. luteum repetitor*, oder sogar manchmal fehlen (Arten der Unterfamilie Sellnickiellinae). Ob man die Seitenhöcker der Unterfamilie Eunicolinae, wo bis zu 50 auf jeder Seite vorhanden sind, mit denen der übrigen Unterfamilien homologisieren kann, erscheint mir fraglich, da sie sich schon rein morphologisch unterscheiden.

5. Zusammenfassung

Der männliche Genitaltrakt von *Nicoletiella cornuta* und *N. denticulata* besteht aus unpaarem Hoden, paarigen Vasa deferentia, unpaarem Vas deferens, Ductus ejaculatorius und Progenitaler Kammer. Das Keimlager liegt im Gegensatz zu vielen anderen Prostigmata ventral im Hoden. Man kann drei Hodensekrete unterscheiden. Im Bereich des Ductus ejaculatorius mündet ein akzessorisches Drüsenpaar aus. Eine große unpaare Drüse führt in die Progenitale Kammer. Der distale Genitalbereich wird von einem komplizierten Spangensystem gestützt, an dem zahlreiche Muskeln inserieren.

Der weibliche Genitaltrakt gliedert sich in unpaares Ovar, proximalen und distalen unpaaren Ovidukt, Vagina, Progenitale Kammer und Receptacula seminis. Die Ernährung der Eizellen während der Oogenese erfolgt über Nährstränge. Die Dotterbildung ist zentripetal. Im distalen Bereich des Ovidukts können bis zu drei fertige Eier liegen. Die Vagina ist stark sklerotisiert, aber mit Hilfe von Epithelfalten sehr dehnbar. Beiderseits der Vagina befinden sich die Receptacula seminis. Der Zeitpunkt der Besamung ist noch ungeklärt.

Zum podocephalischen System gehören vier Paar acinöse und ein Paar tubuläre Speicheldrüsen. Auch die Infracapitulären Speicheldrüsen münden in den Podocephalischen Kanal, der bis auf ein kurzes Anfangsstück und die Verbindung zwischen Notogaster und Infracapitulum innerhalb des Integuments verläuft. Die Tubuläre Drüse besitzt einen mächtigen Sacculus, dessen Epithelzellen denen der Coxaldrüsen ähneln. Der schlauchförmige Abschnitt der Drüse bildet eineinhalb Windungen aus und hat im proximalen Teil ein weites Lumen. Die Laterale Speicheldrüse ist in ihrer Größe sehr variabel. Dorsolaterale, Mediane und Infracapituläre Speicheldrüse unterscheiden sich histologisch nicht.

Coxaldrüsen sind in allen vier Epimera vorhanden. Die größten im Epimer IV besitzen eine nachweisbare Ausleitung, die an einem trichterförmigen Gebilde ausmündet.

Die bei den heimischen Arten vorhandenen Seitenhöcker stellen mit einer Gallertkuppe bedeckte Poren im Integument dar. An deren Innenseite befinden sich Drüsenzellen. Die Funktion dieser Organe bleibt jedoch weiterhin unklar. Eine mehrzellige Drüse im Digitus fixus mündet über die distale Chelicerenborste aus.

Abstract

The genital tract of the male of *Nicoletiella cornuta* and *N. denticulata* consists of an unpaired testicle, paired vasa deferentia, unpaired vas deferens, ductus ejaculatorius, and progenital chamber. The germ layer is found in the ventral region of the two testicular lobes which is in contrast to the situation in several other families of Prostigmata. Paired accessory glands discharge into the ductus ejaculatorius, whereas an unpaired gland secretes into the progenital chamber.

The genital system of the female is composed of an unpaired ovary, unpaired oviduct I and II, vagina, progenital chamber, and two receptacula seminis. The oocytes are nourished by nutrimentary canals. In the distal oviduct, there can be found three fully developed eggs. The moment of insemination is not yet known.

The podocephalic system of the Nicoletiellidae consists of one pair of tubular glands and four pairs of acinous glands. All glands discharge into the podocephalic canal which mostly runs within the integument. The tubular gland shows a large sectioned sacculus. The lateral gland varies in its dimensions. The dorsolateral, median and infracapitular glands are similar in their histological structure.

Four pairs of coxal glands have been found, the fourth of which discharging into a funnel behind epimer IV. The glandulous character of

the so-called glandlike organs is confirmed by gland cells which can be seen under pores in the integument.

Within the digitus fixus of the chelicera, a gland consisting of several cells is present. The secreta are injected into the prey through the distal cheliceral seta.

6. Literatur

ADAM, H. & CZIHAK, G., 1964: Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. Fischer, Stuttgart, 583 S.

ALBERTI, G., 1973: Ernährungsbiologie und Spinnvermögen der Schnabelmilben (Bdellidae, Trombidiformes). Z. Morph. Tiere, *76*, 285–338.

ALBERTI, G., 1974: Fortpflanzungsverhalten und Fortpflanzungsorgane der Schnabelmilben (Acarina: Bdellidae, Trombidiformes). Z. Morph. Tiere, *78*, 111–157.

ALBERTI, G. & STORCH, V., 1973: Zur Feinstruktur der „Munddrüsen" von Schnabelmilben (Bdellidae, Trombidiformes). Z. wiss. Zool., *186*, 1/2, 149–160.

ALBERTI, G. & STORCH, V., 1974: Über Bau und Funktion der Prosoma-Drüsen von Spinnmilben (Tetranychidae, Trombidiformes). Z. Morph. Tiere, *79*, 133–153.

ALBERTI, G. & STORCH, V., 1976: Spermiocytogenese, Spermien und Spermatophore von Schnabelmilben (Bdellidae, Acari). Acta zool. (Stockh.), *57*, 177–188.

ALBERTI, G. & STORCH, V., 1977: Zur Ultrastruktur der Coxaldrüsen actinotricher Milben (Acari, Actinotrichida). Zool. Jb. Anat., *98*, 394–425.

ATYEO, W. T. & CROSSLEY, D. A., 1961: The Labidostomidae of New Zealand (Acarina). Rev. Dominion Mus. Wellington, New Zealand, *4*, 4, 29–48.

BADER, C., 1938: Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Hydracarinen. Rev. Suisse Zool., *45*, 721–806.

BEAMENT, J. W. L., 1951: The structure and formation of the egg of the fruit tree red spider mite *Metatetranychus ulmi* Koch. Ann. appl. Biol., *38*, 1–24.

BERLESE, A., 1911: Acarorum species novae quindecim. Redia, *7*, 429–430.

BLAUVELT, W. E., 1945: The internal anatomy of the common red spider mite (Tetranychus telarius L.). Mem. Cornell Univ. exp. Stat., *270*, 3–35, 11 Taf.

BROWN, J. R., 1952: The feeding organs of the adult of the common "chigger". J. Morph., *91*, 15–52.

BURCK, H. C., 1969: Histologische Technik. Thieme, Stuttgart, 2. Aufl., 183 S.

CANESTRINI, R., 1882: Osservazioni sulla *Nicoletiella cornuta*. Atti predetti, Padova, *8*, 1, 133–146.

COINEAU, Y., 1964a: Une nouvelle espèce française de Labidostomidae (Acariens, Prostigmates) *Eunicolina travei* sp. n. Vie et Milieu, *15*, 1, 153–175.

COINEAU, Y., 1964b: Un nouveau Labidostoma ä pustules multiples: *Labidostoma jaquemarti* n. sp. (Labidostomidae, Acari, Prostigmata). Rev. Ecol. Biol. sol., *1*, 3, 543–552.

EHARA, S., 1960: Comparative studies on the internal anatomy of three Japanese Trombidiform Acarinids. J. Fac. Sc. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool., *14*, 3, 410–434.

EHRNSBERGER, R., 1973: Morphologie, Ökologie und Ethologie bodenbewohnender Milben (Fam. Rhagidiidae). Diss. Univ. Kiel, 142 S.

EHRNSBERGER, R., 1979: Spinnvermögen bei Rhagidiidae (Acari, Prostigmata). Osnabrücker naturw. Mitt., *6*, 45–72.

GRANDJEAN, F., 1937: *Otodectes cynotis* (Hering) et les prétendues trachées des Acaridia. Bull. Soc. Zool. France, *62*, 280–290.

GRANDJEAN, F., 1942a: Observations sur les Labidostommidae (2. sér.). Bull. Mus. Nat. Hist. nat., Paris, 2. sér., *14*, 3, 185–192.

GRANDJEAN, F., 1942b: Observations sur les Labidostommidae (4. sér.). Bull. Mus. Nat. Hist. nat., Paris, 2. sér., *14*, 6, 414–418.

HAMMEN, L. VAN DER, 1968: Stray notes on Acarida (Arachnida) I. Zool. Med., Leiden, *42*, 25, 261–280.

HENKING, H., 1882: Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Her. Z. wiss. Zool., *37*, 553–663.

KAESTNER, A., 1969: Lehrbuch der speziellen Zoologie. Bd. I, 1. Teil. Fischer, Stuttgart, 3. Aufl., 898 S.

LANGENSCHEIDT, M., 1973: Zur Wirkungsweise von Sterilität erzeugenden Stoffen bei *Tetranychus urticae* Koch (Acari, Trombidiformes). I. Entwicklung der weiblichen Genitalorgane und Oogenese bei unbehandelten Spinnmilben. Z. angew. Ent., *73*, 103–106.

MATHUR, S. N. & LEROUX, E. J., 1970: The reproductive organs of the velvet mite, *Allothrombium lerouxi* (Trombidiformes: Trombidiidae). Can. Ent., *102*, 144–157.

MICHAEL, A. D., 1896: The internal anatomy of Bdella. Trans. Linn. Soc., 2. ser., *6*, 477–528.

MILLS, L. R., 1973: Morphology of glands and ducts in the two-spotted spidermite, *Tetranychus urticae* Koch, 1836. Acarologia, *15*, 218–236.

MITCHELL, R., 1964: The anatomy of an adult chigger mite *Blankaartia acuscutellaria* (Walch). J. Morph., *114*, 373–392.

MOSS, W. W., 1962: Studies on the morphology of the Trombidiid mite *Allothrombium lerouxi* Moss (Acari). Acarologia, *4*, 313–345.

OUDEMANS, A. C., 1906: Das Tracheensystem der Labidostommidae und eine neue Klassifikation der Acari. Zool. Anz., *29*, 633–637.

PRASSE, J., 1968: Untersuchungen über Oogenese, Befruchtung, Eifurchung und Spermatogenese bei *Caloglyphus berlesei* (Michael, 1903) und *Caloglyphus michaeli* (Oudemans, 1924) (Acari, Acaridae). Biol. Zbl., *87*, 757–775.

ROMEIS, B., 1968: Mikroskopische Technik. Oldenbourg, München, 16. Aufl., 757 S.

SCHMIDT, U., 1936: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Hydracarinen, besonders von *Diplodontus despiciens* O. F. Müller. Z. Morph. Tiere, *30*, 99–176.

ŠTORKÁN, J., 1939: Beiträge zur Kenntnis der Familie Nicoletiellidae. Věstn. ČS. Zool. Společn. Praze, *6/7*, 436–453.

THOMAE, H., 1926: Beiträge zur Anatomie der Halacariden. Zool. Jb., Anat., *47*, 155–190.

THOR, S., 1904: Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques. Ann. Sc. nat. Zool. Paris, sér. 8, *19*, 1–190.

VISTORIN-THEIS, G., 1977: Anatomische Untersuchungen an Calyptostomiden (Acari, Trombidiformes). Acarologia, *19*, 242–257.

VISTORIN, H. E., 1978a: Zur Verbreitung europäischer Nicoletielliden-Arten (Acari, Trombidiformes). Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark, *108*, 271–280.

VISTORIN, H. E., 1978b: Fortpflanzung und Entwicklung der Nicoletiellidae (Labidostomidae); Acari, Trombidiformes. Zool. Jb. Syst., *105*, 462–473.

VISTORIN, H. E., 1979a: Ernährungsbiologie und Anatomie des Verdauungstraktes der Nicoletiellidae (Acari, Trombidiformes). Acarologia, *21*, 204–215.

VISTORIN, H. E., 1979b: Morphologische Untersuchungen an Nicoletielliden (Acari, Trombidiformes). Acarologia, *21*, 367–383.

VISTORIN, H. E., 1981: Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen am Integument zweier Arten der Milbenfamilie Nicoletiellidae (Acari, Trombidiformes). Zool. Anz. 93–99.

VITZTHUM, H., 1943: Acarina. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig, 5, Abt. 4, Buch 5, 1011 S.

WARREN, E., 1947: On the genital system and gut of the Oribatid mite, *Cepheus tegeocranus* (Herm.) and the reaction of these organs to a ray-fungus parasite. Ann. Natal Mus., *11*, 1–36.

WEBER, H., 1966: Grundriß der Insektenkunde. Fischer, Stuttgart, 4. Aufl., 428 S.

WITTE, H., 1972: Funktionsanatomische und ethologische Untersuchungen an der Milbenfamilie Erythraeidae. Diss. Univ. Kiel, 114 S.

WITTE, H., 1975a: Funktionsanatomie der Genitalorgane und Fortpflanzungsverhalten bei den Männchen der Erythraeidae (Acari, Trombidiformes). Z. Morph. Tiere, *80*, 137–180.

WITTE, H., 1975b: Funktionsanatomie des weiblichen Genitaltraktes und Oogenese bei Erythraeiden (Acari, Trombidiformes). Zool. Beitr., Berlin, N. F., *21*, 2, 247–277.

WITTE, H., 1977: Bau der Spermatophore und funktionelle Morphologie der männlichen Genitalorgane von *Sphaerolophus cardinalis* (C. L. KOCH) (Acarina, Prostigmata). Acarologia, *19*, 74–81.

WITTE, H. & STORCH, V., 1973: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Hodensekreten und Spermien der trombidiformen Milbe *Abrolophus rubipes* (Trouessart, 1888). Acarologia, *15*, 441–450.

WOODRING, J. P., 1973: Comparative morphology, function and homologies of the coxal glands in Oribatid mites (Arachnida: Acari). J. Morph., *139*, 407–429.

WOODRING, J. P. & COOK, E. F., 1962: The internal anatomy, reproductive physiology and molting process of *Ceratozetes cisalpinus* (Acarina: Oribatei). Ann. Ent. Soc. Amer., *55*, 164–181.